

УДК 578.895.122.1

ДАКТИЛОГИРИДЫ (МОНОГЕНА: DACTYLOGYRIDEA)
С НЕТИПИЧНЫМ ЧИСЛОМ СРЕДИННЫХ КРЮЧЬЕВ,
ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.
ОРИГИНАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

© П. И. Герасев

На основе оригинальных исследований представителей родов *Dactylogyrus*, *Anacanthorusrus*, *Trianchoratus* и *Schilbetrematoides* доказана гомологичность булавковидных структур и краевых крючьев в диске дактилогирид (с. с.). Рудименты срединных крючьев соответствуют острию срединного крючка.

Представители отр. Dactylogyridae Bychowsky, 1937 обычно имеют в прикрепительном диске две пары срединных крючьев (рис. 1, А). Два таксона дактилогирид (с. л.) *Anacanthorinae* Price, 1967 (без срединных крючьев) и *Dactylogyridae sensu* Bychowsky et Nagibina, 1978 (с одной парой дорсальных срединных крючьев), несут в прикрепительном диске 1—2 пары булавковидных образований (рис. 1, Б—Г). Последние принимаются или за связку краевого крючка (Гусев, 1955), или за рудимент краевого крючка (Герасев, 1981; Malmberg, 1990). Некоторые авторы сначала трактовали их как настоящие краевые крючья (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976), а в последующем — как рудименты срединных (Kritsky, Boeger, 1989).

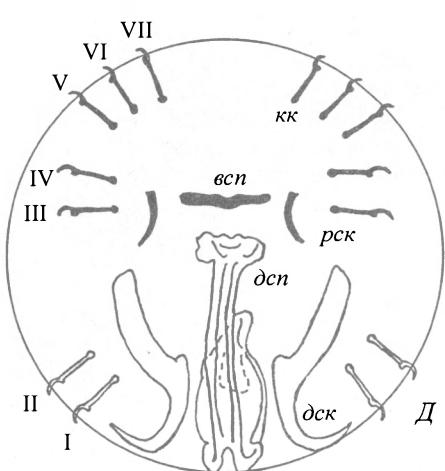
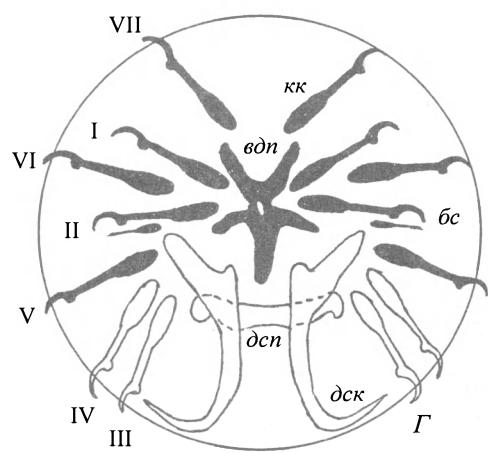
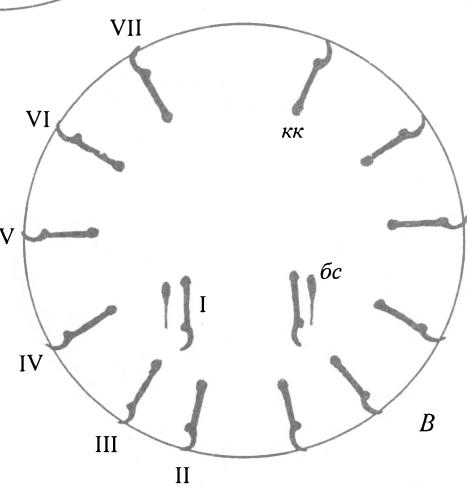
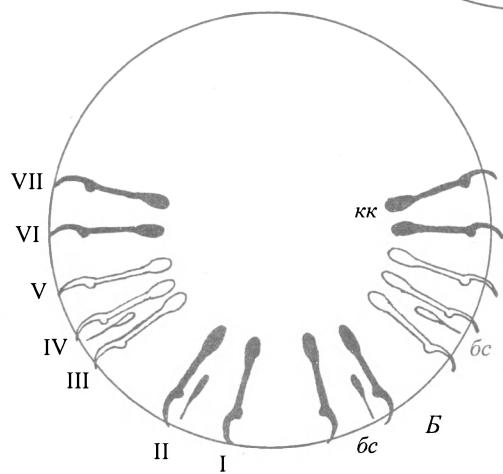
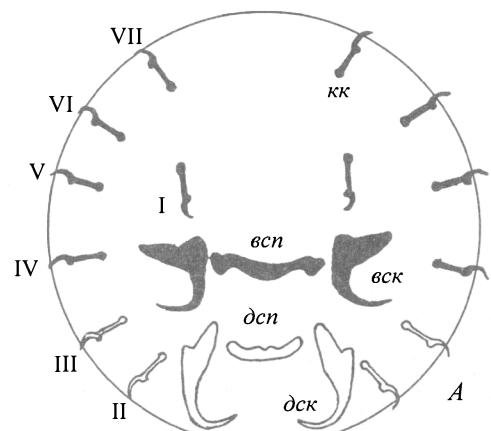
По литературным данным, единственный представитель *Schilbetrematoides* Kritsky et Kulo, 1992 (рода, несомненно, производного от *Schilbetrema* Paperna et Thurston, 1968 с четырьмя срединными крючьями) имеет в диске только одну пару дорсальных срединных крючьев и одну пару булавковидных образований, что вроде бы соответствует диску *Dactylogyridae* (с. с.) (рис. 1, Г).

Настоящее сообщение посвящено проверке ряда литературных данных, изложению оригинальных результатов и обсуждению вопроса гомологизации булавковидных структур с краевыми или срединными крючьями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос гомологизации рудиментов срединных крючьев (*anchors*; здесь и далее по: Гусев, 1978), булавковидных (*pins*) структур и краевых крючьев (*hooks*) в прикрепительном диске (*haptor*) дактилогирид (с. л.) является ключевым для построения системы и филогении отряда. Рассмотрим несколько примеров описаний этих структур, вариантов их интерпретации и приведем собственные описания этих образований.

Гусев (1978, с. 128—135), детально проанализировав эту проблему, приводит оригинальные зарисовки булавковидных структур дактилогирусов (с. л.) (рис. 2, А) и рудимента срединного крючка у *Trianchoratus* sp. (рис. 2, Б). При этом он отмечает «очевидность их общего сходства», зарисовав рудимент срединного крючка несколько похожим на булавку. Связку булавки Гусев изобразил в виде двух нитей, которые несколько напоминают нити, иногда располагающиеся у рудимента срединного крючка. Более того, оба образования (булавку и рудимент) он разместил на рисунках



сходным образом по отношению к краевому крючку (рис. 1, А, Б). Поэтому вопрос о происхождении булавковидных структур Гусев (1978, с. 130) оставляет открытым, подчеркивая, что «выявление природы ... [этих] образований имеет большое значение, если будет доказана их самостоятельность и полностью отвергнута „сухожильная“ версия», автором которой он и является (Гусев, 1955).

Однако описанияrudimenta срединного крючка у *Trianchoratus aebleithrium* (Mizelle, Kritsky, 1969; Gelnar, 1989) убедительно показывают, что он отличается от булавковидных структур (рис. 2, В, Г). Более того, совершенно очевидно, чтоrudiment срединного крючка соответствует лезвию (point) этого органа прикрепления, закладывающемуся в онтогенезе (Гусев, 1955; Быховский, 1957; и др.).

Мы переисследовали коллекционный материал по *Trianchoratus* sp., хранящийся в ЗИН РАН, и подтверждаем данные Майзеля, Критски и Гельнара (рис. 2, Д). Анализируемые структуры длиннее краевого крючка и в два раза шире рукоятки (handle) последнего. Таким образом, по литературным и нашим данным, иголки в диске *Trianchoratus* spp. являютсяrudimentами срединных крючьев и не гомологичны булавковидным структурам дактилогирузов.

Благодаря любезности д-ра Д. Критски и хранителя Национальной паразитологической коллекции США д-ра Э. Хоберга, в наше распоряжение были представлены 3 препарата *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*, маркированные следующим образом: «*Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* Kritsky and Kulo, Gills, *Schilbe mystus* (Linnaeus), 98094, Mono River, Kolokope, Togo, m 1583-73 (-74-75). PARATYPE» (номера фломастером на предметном стекле: 9, 10, 14).

Хитиноидные структуры черва на препарате m 1583-75 (№ 14), к сожалению, интерпретировать затруднительно. Однако на препаратах № 9 и 10 все твердые структуры диска просматриваются хорошо (микроскоп Amplival, фазово-контрастное устройство, увеличение 100 × 20). Более того, рисунки 8 и 9 из статьи Критского и Куло (Kritsky, Kulo, 1992) соответствуют особи на препарате № 9. Как правильно указали авторы рода и вида, вентральная соединительная пластинка диска (ventral bar) у моногеней с этого препарата ориентирована продольной осью перпендикулярно плоскости препарата. Рядом с ней авторы зарисовали типичную булавковидную структуру (4 «А» американских авторов), характерную для представителей Dactylogyridae *sensu* Вусховски и Нагибина, 1978 и Acanthorinae Price, 1967 (рис. 3, А). Однако, по нашим данным, эти хитиноидные образования у *S. pseudodactylogyrus* на препаратах № 9 и 10 (рис. 3, Б, В) по морфологии соответствуютrudimentu срединного крючка, описанному для *Trianchoratus* (рис. 3, В—Д) (Mizelle, Kritsky, 1968; Gelnar, 1989) и для *Pseudodactylogyroides* (Ogawa, 1986) (рис. 3, Г). В последнем случае он окружен «чехлом». На препарате № 10 спереди от вентральной соединительной пластинки диска исследуемая структура представлена серповидной иглой в «чехле» и полностью соответствуетrudimentu срединного крючка (Ogawa, 1986; Gelnar, 1989, и мн. др.) или лезвию, срединного крючка, закладывающемуся в онтогенезе (Гусев, 1955; Быховский, 1957, и др.). Показательно, что у *Schilbetrematoides* анализируемые структуры диска в своей проксимальной части как минимум в 2 раза шире, чем рукоятка краевого крючка, и в полтора раза длиннее. Мы считаем, что у этого вида имеется параrudimentов срединных крючьев, а отнюдь не булавковидных структур. Ошибочное описание этих образований (Kritsky, Kulo, 1992) как булавок, характерных, например, для дактило-

Рис. 1. Схемы организации прикрепительного диска некоторых дактилогирид (с. 1): А — типичный представитель дактилогирид (с. 1) с четырьмя срединными крючьями; Б, В — Acanthorinae: Б — *Anacanthorus* spp., В — *Anacanthoroides mizelle*; Г — *Dactylogyrus* spp.; Д — *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*.

бс — булавковидная структура; вск — вентральный срединный крючок; всп — вентральная соединительная пластинка; деп — дополнительная вентральная пластинка; дск — дорсальный срединный крючок; дсп — дорсальная соединительная пластинка; кк — краевой крючок; рск —rudiment срединного крючка; черный цвет — вентральные структуры диска, белый — дорсальные; I—VII — номера пар краевых крючьев; масштабная линейка равна 10 мкм.

Fig. 1. Schemes of haptor organization of some dactylogyrids (s. 1.).

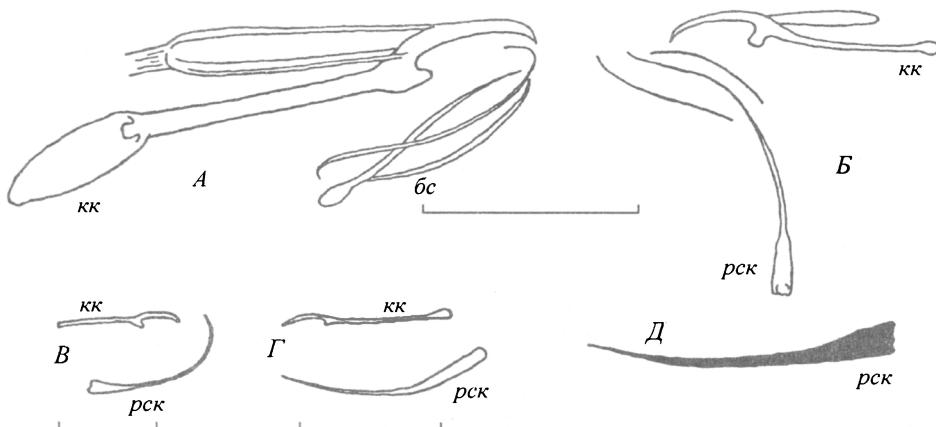


Рис. 2. Булавковидная структура,rudiment срединного крючка и краевой крючок у *Dactylogyrus* spp.: А — по: Гусев, 1978; у *Trianchoratus* spp.: Б — по: Гусев, 1978; В — по: Mizelle, Kritsky, 1969; Г — по: Gelnar, 1989; Д — оригинал.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Pin, rudiment of anchor and hook in *Dactylogyrus* spp.

гирусов (с. 1.), очевидно, связано с тем, что на препарате № 9 одно из них видно в необычном ракурсе, что и изображено авторами на рис. 9.

Уникальность *S. pseudodactylogyrus* (рис. 1, Д) заключается в сочетанииrudиментов вентральных срединных крючьев, топографически связанных с вентральной соединительной пластинкой, и с присутствием в диске гигантской дорсальной пластиинки сложной формы, беспрецедентной для дактилогирид (с. 1).

Для сем. *Dactylogyridae sensu* Bychowsky et Nagibina, 1978 характерно наличие в диске пары булавок, расположенных рядом со второй (Llewellyn, 1963) парой краевых крючьев (рис. 1, Г). Булавковидные образования, так же как и 5 из 7 пар краевых крючьев, направлены на вентральную сторону диска. По нашим многочисленным наблюдениям, на живом материале и постоянных препаратах это образование у палеарктических и амуро-китайских дактилогириусов представляет собой нитевидную структуру с расширенной базальной частью (рис. 4, А, Б). Последняя весьма напоминает закладывающуюся рукоятку краевого крючка (handle) у дактилогириусов или конечную часть стержня (pivot) краевого крючка у дактилогирид с 4 срединными крючьями. У большинства представителей последних рукоятка краевого крючка не формируется, и они остаются на эмбриональном уровне развития. Показательно, что у вышедшей из яйца личинки дактилогириусов (онкомирация) длина эмбриональных краевых крючьев отличается у разных видов. Но в этой же пропорции от вида к виду меняется и длина их булавковидных структур (Герасев, 1981).

При исследовании прикрепительного диска у живых дактилогириусов и на тотальных препаратах выявлен факт топографической и, по-видимому, механической связи (рис. 1, Г)rudиментов краевых крючьев (булавок) со II парой краевых крючьев (Гусев, 1955; Герасев, 1981). Судя по рисункам анаканторин (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976) и препаратам *Anacanthorus* spp. (обменный дар д-ра Д. Критски ЗИН РАН, номера препаратов по коллекционному журналу: 11898—11943), это же явление имеет место и у анаканторин, не имеющих срединных крючьев. Маловероятность функциональной связи «рудиментов срединных крючьев» (=булавковидных структур) и действительных краевых крючьев очевидна. «Связь» краевых крючьев и ихrudиментов объясняется общим происхождением из онхобластов, формирующих краевые крючья (Lyons, 1966; Wiskin, 1970; Kearn, Gowing, 1990).

У большинства исследованных видов дактилогирид (с. с.) булавковидная структура обладает связкой, места закрепления которой варьируют от вида к виду. Но она всегда

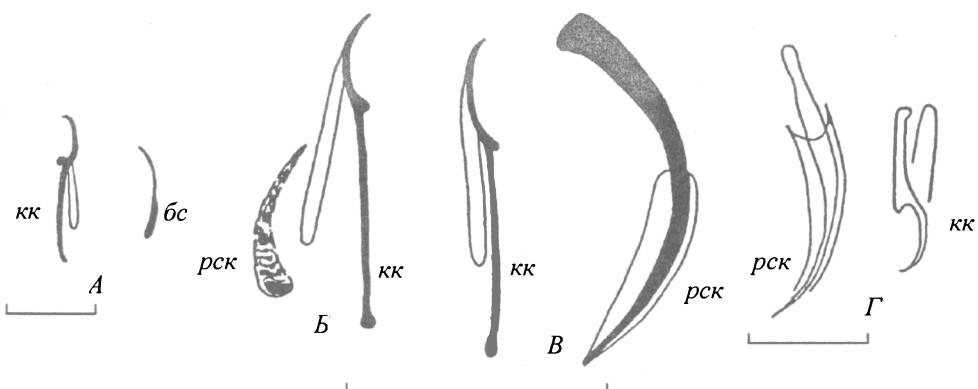


Рис. 3. Булавковидная структура,rudимент срединного крючка и краевой крючок у *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*: А — по: Kritsky, Kulo, 1992; Б, В — оригиналы; у *Pseudodactylogyrodes apogonis*: Г — по: Ogawa, 1986.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 3. Pin, rudiment of anchor and hook in *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus*.

имеет форму петли, прилегающей к тонкой части булавки. В этом случае утолщенная часть булавки имеет вытянутую форму. Если же связка прикрепляется в области острия булавки и ее головки, то последняя чаще имеет округлую форму (рис. 4, А, Б). Иногда у живых червей внутри связки булавки просматривается тонкая перепонка.

Булавковидные структуры дактилогирид (s. s.) способны к независимому от II пары краевых крючьев выдвижению из диска колюще-скребущим движением или чаше колющим ударом. Этот факт закрывает предположение об их «связочной» для краевого крючка (Гусев, 1955) природе. При выдвижении булавки из диска ее связка перемещается по ней, наползая на дистальную нитевидную часть (рис. 4, Б).

Краевые крючья моногеней и, в частности дактилогирид (s. l.), типичного неартикулирующего типа (последний характерен, например, для гиродактилид) обладают ложкообразной связкой (loop, domus). Она представлена нитевидной петлей, имеющей тонкую перепонку, выгнутую наружу. Связка краевого крючка прилегает к наружной стороне лезвия (blade) крючка и при его выдвижении скребуще-колющим движением

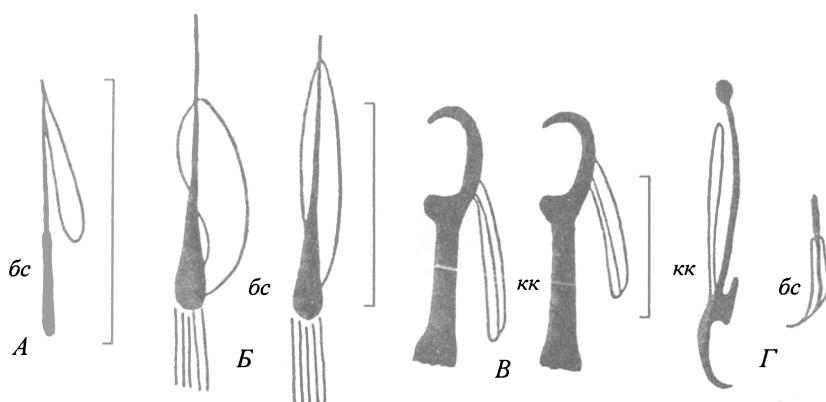


Рис. 4. Булавковидная структура и краевой крючок у *Dactylogyrus* spp.: А — оригинал; Б, В — по: Герасев, 1981 (левая часть Б, В — до выдвижения из диска, правая — после выдвижения); у *Anacanthorhynchus colombianus*: Г — по: Kritsky, Thatcher, 1974.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 4. Pin and hook in *Dactylogyrus* spp.

из диска наползает на кончик лезвия (рис. 4, В). Более того, возвращение краевого крючка в исходную позицию возможно только после перемещения связки к основанию лезвия. К связке краевого крючка крепится мышечный пучок (Герасев, 1981, рис. 14).

У живых червей иногда можно наблюдать прикрепление мышц к расширенной части булавок (рис. 4, Г). Подобное прикрепление мышц к концу рукоятки краевых крючьев выявлено на гистологических срезах дактилологиусов (Герасев, 1981, рис. 14).

В свою очередь, срединные крючья дактилологид (s. s.) также обладают связкой (wing). Последняя, однако, при выдвижении этих крючьев из диска «поднимается» по стержню (shaft) крючка к его базальной части (base). По нашим данным, связка срединных крючьев образует «окно», через которое крючок выдвигается из диска. Она удерживает крючок в вонзенном состоянии с помощью мышц, крепящихся к ее базальной части (Герасев, 1977, рис. 1, 2; 1981, рис. 12, 13, 17).

Таким образом, булавковидные структуры дактилологиусов (s. l.) по морфологии собственно булавки и ее связки, а также перемещению связки при выдвижении булавки из диска, соответствуют краевому крючку и его связке, а неrudimentu срединного крючка. Чехлообразную структуру, отмеченную вокругrudimenta срединного крючка у *Pseudodactylogyroides* (Ogawa, 1986) и *Schilbetrematoides* (настоящее сообщение), скорее всего, нужно трактовать как какую-то формообразующую структуру, так как она не соответствует связке срединного крючка.

Интерпретация булавок (рис. 4, Г, В) в диске *Anacanthorinae* Price, 1967, как уже отмечалось выше, претерпела определенную трансформацию — от описания их как вполне сформированных краевых крючьев до гомологизации их сrudimenta срединных. Однако рисунки булавок (Kritsky, Thatcher, 1974, 1976) и наше исследование препаратов *Anacanthorus* spp. свидетельствуют о том, что эти образования в диске анаканторин являются типичными булавковидными структурами, морфология которых не соответствуетrudimenta срединных крючьев.

По нашим и литературным данным (Kritsky e. a., 1992; Van Every, Kritsky, 1992), у разных видов рода *Anacanthorus* длина булавковидных структур пропорциональна длине краевых крючьев, что соответствует размерным взаимоотношениям этих образований в диске личинки и постларвы дактилологиусов (s. l.). Таким образом, булавки анаканторин гомологичны подобным структурам дактилологид (s. s.) и краевым крючьям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя оригинальные данные по: 1) морфологии булавковидных структур (pins) дактилологид (s. s.); 2) строению связок (domus) и их перемещениям у булавок и краевых крючьев (hooks); 3) прикреплению мышц к булавке и рукоятке краевого крючка; 4) переописанию булавок у *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* какrudimentov срединных крючьев (anchors), а также 5) морфологииrudimenta срединных крючьев у *Trianchoratus* spp. нужно констатировать, что булавковидные структуры гомологичны краевым крючьям, аrudimenta срединных — острию (point) этих крючьев.

Автор признателен д-ру Д. Критски (D. Kritsky) и д-ру Э. Хобергу (E. Hoberg) за обменный дар 45 препаратов *Anacanthorus* spp. и возможность изучить 3 препарата *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* Kritsky et Kulo, 1992.

Автор благодарен РФФИ за финансовую поддержку, проект 97-04-48982.

Список литературы

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Наука, 1957. 509 с.
Герасев П. И. Механизм прикрепления *Dactylogyrtus extensus* и *D. achmerowi* (Monogenoidea) к жабрам хозяина // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 6. С. 513—519.
Герасев П. И. Мышечные системы прикрепительных дисков и механизм прикрепления некоторых дактилологиусов (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 190—205.

- Гусев А. В. Моногенетические сосальщики реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 173—399.
- Гусев А. В. Monogeneidea пресноводных рыб. Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. 1978. Т. 28. С. 96—198.
- Gelnar M. The morphology of *Trianchoratus aebleithrium* Price et Berry, 1966 (Dactylogyridae, Monogenea) from a new host *Trichogaster trichopterus trichopterus* (Pallas, 1777) // Folia Parasitol. 1989. Vol. 35. P. 7—11.
- Kearn G. C., Gowing R. Vestigial marginal hooklets in the oncomiracidium of the microbothriid monogenean *Leptocotyle minor* // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76. P. 406—408.
- Kritsky D. C., Boeger W. A. The phylogenetic status of the Ancyrocephalidae Bychowsky, 1937 (Monogenea: Dactylogyridae) // J. Parasitol. 1989. Vol. 75. P. 207—211.
- Kritsky D. C., Boeger W. A., Van Every L. R. Neotropical Monogeneida. 17. *Anacanthorus* Mizelle and Price, 1965 (Dactylogyridae, Anacanthorinae) from characoid fishes of the Central Amazon // J. Helminthol. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 25—51.
- Kritsky D. C., Kulo S.-D. *Shilbetrematoides pseudodactylogyrus* gen. et sp. n. (Monogeneida, Dactylogyridae, Ancyrocephalinae) from the gills of *Schilbe intermedius* (Siluriformes, Schilbeidae) in Togo, Africa // J. Helminthol. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 195—200.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. Monogenetic trematodes (Monopisthocotylea: Dactylogyridae) from freshwater fishes of Colombia, South America // J. Helminthol. 1974. Vol. 48. P. 59—66.
- Kritsky D. C., Thatcher V. E. New monogenetic trematodes from freshwater fishes of Western Colombia with the proposal of *Anacanthoroides* gen. n. (Dactylogyridae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 42. P. 129—134.
- Llewellyn J. Larvae and larval development of monogeneans // Advan. Parasitol. 1963. Vol. 1. P. 287—326.
- Lyons K. M. The chemical nature and evolutionary significance of monogenean attachment sclerites // Parasitology. 1966. Vol. 56. P. 63—100.
- Malmborg G. On the ontogeny of the haptor and the evolution of the Monogenea // System. Parasitol. 1990. Vol. 17. P. 1—65.
- Mizelle J. D., Kritsky D. C. Studies on monogenetic trematodes. XXXIX. Exotic species of Monopisthocotylea with the proposal of *Archidiplectanum* gen. n. and *Longihaptor* gen. n. // Amer. Midl. Natur. 1969. Vol. 81. P. 370—386.
- Ogawa K. *Pseudodactylogyroides* gen. n. (Monogenea: Ancyrocephalidae, Pseudodactylogyrinae subf. n.), with a redescription of *P. apogonis* (Yamaguti, 1940) comb. n. // Zool. Sci. 1986. Vol. 3. P. 181—185.
- Van Every L. R., Kritsky D. C. Neotropical Monogeneida. 18. *Anacanthorus* Mizelle et Price, 1965 (Dactylogyridae, Anacanthorinae) of piranha (Characoidea, Serrasalmidae) from the Central Amazon, their phylogeny, and aspects of host-parasite coevolution // J. Helm. Soc. Wash. 1992. Vol. 59. P. 52—75.
- Wiskin M. The oncomiracidium and post-oncomiracidial development of the hexabothriid monogenean *Rajonchocotyle emarginata* // Parasitology. 1970. Vol. 60. P. 457—479.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Поступила 7 V 2001

DACTYLOGYRIDS (MONOGENEA: DACTYLOGYRIDEA) WITH UNUSUAL NUMBER
OF THE ANCHORS, THEIR ORIGIN AND PHYLOGENETIC SIGNIFICANCE
ORIGINAL DATA

P. I. Gerasev

Key words: *Dactylogyrus*, *Anacanthorus*, *Trianchoratus*, *Schilbetrematoides*, hooks, anchors, pin structure

SUMMARY

The haptors *Dactylogyrus* spp., *Anacanthorus* sp., *Trianchoratus* sp. and *Schilbetrematoides pseudodactylogyrus* are investigated. On the base of the morphology, transfer of the *domus*, etc. a homology of the hooks in dactylogyrids (s. s.) and the pin-like structures (4 «A») in the haptor of Anacanthorinae and Dactylogyridae sensu Bychowsky et Nagibina, 1978 is demonstrated. The vestiges of the anchors in the haptor of dactylogyrids (s. l.), according to morphological data, correspond to the point of anchor formed during the ontogenesis. In *S. pseudodactylogyrus* the pins are redescribed as typical vestiges of the anchors.